LAS ESPECIES DEL GÉNERO *AXONOPUS* (POACEAE: PANICOIDEAE: PASPALEAE) EN MÉXICO[1]

The species of the genus *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) in Mexico

DIEGO GIRALDO-CAÑAS
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. dagiraldoc@unal.edu.co

RESUMEN
Axonopus P. Beauv. es un género nativo del continente americano, del que se conocen unas 71 especies, principalmente concentradas en el norte de Sudamérica, con algunos representantes aparentemente introducidos en el Viejo Mundo. Se presenta el estudio taxonómico sinóptico de las especies mexicanas, sus sinónimos, su distribución geográfica y ecológica, y se comentan algunas particularidades morfológicas, así como relaciones morfológicas de las especies. Se discuten las afinidades morfológicas con *Digitaria*, *Paspalum* y *Spheneria*. *Axonopus deludens* Chase se reduce a la sinonimia de *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm. *Axonopus capillaris* (Lam.) Chase se cita por primera vez para México. Dos especies [*Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase y *Axonopus laxiflorus* (Trin.) Chase] se excluyen de la flora mexicana. Así, *Axonopus* queda representado en México por ocho especies.

Palabras clave. *Axonopus, Centrochloa, Digitaria, Ophiochloa, Paspalum, Spheneria*, flora de México, gramíneas neotropicales.

ABSTRACT
Axonopus P. Beauv. is an American genus with *ca*. 71 species, mainly distributed in northern South America, with some species apparently introduced to the Old World. A synopsis of the Mexican species is provided, including synonyms, ecological and geographic distribution, comments on particular morphological features, and morphological relationships of the species. The morphological relationships with *Digitaria, Paspalum*, and *Spheneria* are discussed. *Axonopus deludens* Chase is reduced to synonymy of *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm. *Axonopus capillaris* (Lam.) Chase is reported for the first time for Mexico. *Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase and *Axonopus laxiflorus* (Trin.) Chase are excluded from the Mexican flora. Thus, a total of eight *Axonopus* species occur in Mexico.

Key words. *Axonopus, Centrochloa, Digitaria, Ophiochloa, Paspalum, Spheneria*, Flora of Mexico, Neotropical grasses.

INTRODUCCIÓN

La tribu Paspaleae J. Presl comprende 40 géneros y aproximadamente 581 especies, las cuales poseen un número cromosómico básico de $x = 10$, y éstas son principalmente nativas de las Américas (Morrone *et al.* 2012). A esta tribu pertenece *Axonopus* P. Beauv.,

[1] Contribución derivada del proyecto "Estudios morfológicos, anatómicos y taxonómicos en gramíneas neotropicales", de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C.

un género nativo de las regiones tropicales y subtropicales de América y se distribuye desde el centro-sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y Chile (sólo registrado en la Isla de Pascua) (Giraldo-Cañas 2008a, 2010), así como en las islas del Caribe, con algunos representantes aparentemente introducidos en África, Australia, Asia tropical y Europa [Portugal (Giraldo-Cañas 2008a) y Galicia (España) (Romero Buján 2008)]. De este género se conocen cerca de 71 especies, las cuales están mayormente concentradas en el norte de Sudamérica (Brasil, Venezuela y Colombia) (Black 1963, Giraldo-Cañas 2008b). Sus especies crecen, principalmente, por debajo de los 1000 m de altitud, y constituyen importantes elementos en las sabanas naturales, los campos, los cerrados, así como en los afloramientos rocosos de los escudos precámbricos sudamericanos (Escudo Guayanés y Escudo Brasileño) (Giraldo-Cañas 2007, 2008b, 2010).

Axonopus incluye hierbas perennes, raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paspaleae por presentar espiguillas solitarias en posición inversa, es decir, con la lema superior opuesta al eje del raquis y por carecer de gluma inferior. Así, las características más contundentes para delimitar el género *Axonopus* son: inflorescencias racemosas con espiguillas agrupadas unilateralmente, espiguillas solitarias adaxiales, ausencia de gluma inferior y de pálea inferior y reducción del antecio basal a la lema inferior estéril (Black 1963, Giraldo-Cañas 2007, 2008b, 2010).

La taxonomía de *Axonopus* es complicada y, de hecho, resulta difícil determinar claramente algunos ejemplares, situación que se ve en los herbarios, dada la apreciable cantidad de determinaciones taxonómicas equivocadas, en las que muchos botánicos (inclusive agrostólogos) confunden no sólo especies de *Axonopus* entre sí, sino que muchas de éstas las ubican en otros géneros (obs. pers.), tales como *Digitaria* Haller y *Paspalum* L., e incluso las ubican en *Chloris* Sw. y *Cynodon* Rich. (estos dos últimos son géneros de la subfamilia Chloridoideae). A ello contribuye la gran uniformidad del género *Axonopus* en sus caracteres morfológicos, ya que apenas existen diferencias interespecíficas, tanto en los órganos vegetativos como en las espiguillas (Giraldo-Cañas 2000a, 2007).

Aquí presento una revisión sinóptica de las especies mexicanas de *Axonopus*, con el objetivo de contribuir con el conocimiento de la flora de México, considerada como una de las más diversas del planeta (McNeely *et al.* 1990) y especialmente de su flora agrostológica, la cual asciende a 1182 especies y 204 géneros (Herrera Arrieta & Cortés Ortiz 2010), lo que la ubica como la segunda flora agrostológica más rica de América, después de la de Brasil (1401 especies y 204 géneros, Filgueiras *et al.* 2010).

MATERIALES Y MÉTODOS

Las técnicas utilizadas corresponden a las empleadas clásicamente en taxonomía y sistemática biológicas (Giraldo-Cañas *et al.* 2012). Seguí el concepto morfológico de especie, con base en los postulados expuestos en Giraldo-Cañas *et al.* (2012), esto es "*una especie se define como un conjunto de individuos que presenta un espectro continuo de variación fenotípica y separado de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas; en otras palabras, las especies son hipótesis acerca de la discontinuidad de la naturaleza*". La circumscripción taxonómica infragenérica de *Axonopus* la basé en Giraldo-Cañas (2000b, 2008b), la consideración de nuevos sinónimos genéricos la basé en López & Morrone (2012), toda vez que dichos autores incluyeron recientemente los géneros *Centrochloa* Swallen y *Ophiochloa* Filg., Davidse & Zuloaga en *Axo-*

nopus, y la ubicación de *Axonopus* en la tribu Paspaleae y la subtribu Paspalinae Griseb. la basé en Morrone *et al.* (2012). Cabe destacar que la descripción genérica aquí presentada la construí con base en todas las especies del género y no sólo sobre la base de las especies mexicanas.

La terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales la basé en la terminología clásica agrostológica, excepto en lo que tiene que ver con los términos **caña** (= culmo), **entrenudo** (= internodio), **estolonífero** (= cundidor), **nervios** (= venas), **aparatos estomáticos** (al describir los estomas, utilicé el término *aparatos estomáticos*, que incluye las células oclusivas, las células subsidiarias, el ostíolo o estoma, así como la cámara subestomática), **tricomas** (= pelos), **asperezas** (término empleado para referirse en forma conjunta a aguijones y ganchos), **fitolitos** (= biolitos, microfitolitos o silicofitolitos), **panoja** (= panícula o paniculodio), **espiguilla** (= espícula o florescencia), **lema** (= lemma), **lema inferior** (= lema estéril), **lema superior** (= lema fértil), **antecio** (= flósculo) y **cariopsis** (= cariopse o cariópside). Así, pretendo contribuir con la estandarización de términos agrostológicos, dado que hay una proliferación de palabras para la morfología de gramíneas, las cuales, en muchos casos, no son homólogas. Con esto quiero contribuir a la imperiosa necesidad de la unificación de términos morfológicos y anatómicos en el contexto de Vogt *et al.* (2010) y Schönenberger & von Balthazar (2012). Los términos escritos en negrita corresponden a las formas castellanas adoptadas en la agrostología moderna.

Estudié las colecciones generales y la mayoría de los materiales tipo de diversos herbarios, tales como AAU, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, HUQ, IAN, IBGE, INPA, JAUM, K, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, RSA, SI, SP, TOLI, U, UPTC, US, VEN y XAL. Asimismo, consulté todas las descripciones originales de los taxones aquí considerados. Cabe destacar que las palabras *holotipo, isotipo, lectotipo, isolectotipo* y otras similares, están escritas de acuerdo con Martínez-Laborde *et al.* (2002: xi), autores que adoptaron y aconsejaron las formas sin tilde. Dado que existen numerosas obras con las descripciones y las ilustraciones de las especies aquí tratadas, no repito dicha información y por lo tanto, remito a la literatura citada para tal fin.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

***Axonopus* P. Beauv**., Ess. Agrostogr.: 12, 154 et Tabula Methodica. 1812.

Cabrera Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. Especie Tipo: *Cabrera chrysoblepharis* Lag. [= ***Axonopus chrysoblepharis*** (Lag.) Chase].
Anastrophus Schltdl., Bot. Zeitung (Berlín) 8: 681. 1850. Especie Tipo: *Paspalum platyculmum* Thouars ex Nees [= ***Axonopus compressus*** (Sw.) P. Beauv.].
Lappagopsis Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 112. 1854. Especie Tipo: *Lappagopsis bijuga* Steud. [= *Axonopus bijugus* (Steud.) Chase = *Eriochloa brasiliensis* Spreng. = ***Axonopus brasiliensis*** (Spreng.) Kuhlm.].
Centrochloa Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 25 (4): 192. 1935. Especie Tipo: *Centrochloa singularis* Swallen [= ***Axonopus singularis*** (Swallen) A. López & O. Morrone].
Ophiochloa Filg., Davidse & Zuloaga, Novon 3 (4): 360. 1993. Especie Tipo: *Ophiochloa hydrolithica* Filg., Davidse & Zuloaga [= ***Axonopus hydrolithicus*** (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone].

Plantas herbáceas, gráciles a robustas, perennes, raramente anuales, cespitosas, estoloníferas o rizomatosas. **Cañas** erectas o geniculadas a decumbentes, simples o ramificadas. **Hojas** basales, caulinares a equitantes; **vainas** comprimidas o no, simples, raramente auriculadas (*A. steyermarkii*, *A. succulentus*), redondas o aquilladas, glabras, híspidas o

vilosas; **lígulas** cortamente membranáceas, ciliadas (lígula externa sólo en *A. junciformis*); **láminas** lineares, linear-lanceoladas, lanceoladas a filiformes, raramente subuladas, pseudopecioladas (sólo en *A. eminens*), aplanadas o plegadas a involutas, glabras a pilosas. **Inflorescencias** 1-2 (-4), terminales, ocasionalmente laterales, exertas, raramente incluidas en el follaje (*A. triglochinoides*) o en las vainas (en algunos ejemplares de *A. furcatus*); **panojas** simples (racimos de primer orden de ramificación) a ocasionalmente ramificadas hacia su porción proximal (con ramificación de segundo orden), de varios a numerosos **racimos** espiciformes, delgados, raramente un racimo por panoja (esta última condición sólo observada en *A. bryoides*, *A. fastigiatus* y *A. hydrolithicus*), digitados, subdigitados o paniculados, los racimos persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; **raquis** de 0,2-0,7 (-1,4) mm de ancho, triquetro, ocasionalmente alado (condición sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*), liso a más comúnmente escabriúsculo, glabro o piloso, entonces los tricomas simples o de base tuberculada, generalmente fértil en toda su extensión, raramente termina en una prolongación estéril (situación sólo observada en *A. bryoides*, *A. chrysoblepharis* y *A. hydrolithicus*), con una espiguilla fértil en su ápice (excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, y en algunos ejemplares de *A. chrysoblepharis*); **pedicelo** acetabuliforme, crateriforme o triquetro; inserción pedicelo-espiguilla semilunar, raramente oblicua (sólo en *A. purpusii*) a más comúnmente horizontal. **Espiguillas** bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, con el **antecio inferior** representado por la lema estéril), muy raras veces con unas pocas espiguillas trifloras en algunas inflorescencias (evento muy escaso en algunas panojas de *A. anceps*, *A. schultesii* y *A. scoparius*), solitarias, muy raramente geminadas (sólo en unas pocas panojas de *A. anceps*, *A. chimantensis*, *A. schultesii* y *A. scoparius*), biconvexas, alternas, sobre dos caras del raquis, imbricadas, subsésiles a cortamente pediceladas, elipsoides, ovoides a raramente fusiformes, de contorno lanceolado, dorsalmente comprimidas, las que se desarticulan por debajo de la gluma superior, glabras, puberulentas o adpreso pilosas, entonces los tricomas simples o raramente de base tuberculada, con el dorso de la gluma y de la lema superiores opuesto al eje del raquis (posición adaxial); **gluma inferior** ausente; **gluma superior** y **lema inferior** tan largas como la espiguilla, raramente más cortas que el antecio superior, subiguales, escariosas a membranáceas, similares, 0-9 nervias; gluma superior extendiéndose debajo del callo como una larga espuela cónica (condición exclusiva de *A. singularis*), entera, raramente erosa; lema inferior generalmente sin setas, raramente con una o dos setas prominentes de base tuberculada (esta última condición sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*); **pálea inferior** y **flor inferior** ausentes; **antecio superior** elipsoide, ovado a oblongo, crustáceo, cartilagineo a coriáceo o membranáceo, raramente blando (*A. caulescens*), ligera a fuertemente papiloso (papilas simples), glabro o con un mechón de tricomas unicelulares simples hacia el ápice o con microtricomas bicelulares distales, pajizo a castaño, cobrizo o negruzco, ocasionalmente hialino (esta última condición es exclusiva de *A. bryoides*), mientras que en *A. hydrolithicus* es hialino sólo en la pálea superior, mientra que su lema superior es cobriza; **lema superior** entera (sólo con algunas asperezas marginales en *A. triglochinoides*), con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además encierra ligeramente el ápice o la porción proximal de la misma, o libre y sin cubrir la pálea superior (característica sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*); **pálea superior** como la lema superior, entera o con dos pequeños lóbulos (esta última característica sólo observada en *A. bryoides*); **flor superior** perfecta; **porción de germinación** diferenciada, línea de ruptura conspicua y semilunar; **callo** horizontal y de contorno circular; **lodículas** 2, dispuestas hacia la lema superior, ovadas a oblongas, enteras a

sublobadas o erosas, glabras; **estambres** 3 (uno en posición media, entre las lodículas, y dos laterales) (2 estambres en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, raramente 3 en algunas espiguillas de *A. hydrolithicus*), anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas, purpúreas, raramente amarillas; **estilos** 2, estigmas plumosos, purpúreos a cobrizos, raramente amarillos, blancos o blanquecinos. **Cariopsis** elipsoide, obovada, oblonga a ovoide o clavada, dorsiventralmente comprimida; **embrión** 1/3-1/2 de la longitud de la cariopsis; **hilo** punctiforme a oblongo o elíptico, sub-basal o basal.

Especie tipo. *Axonopus aureus* P. Beauv. (lectotipo designado por Hitchcock, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 142. 1908). Cabe destacar que Chase (1911) eligió como especie tipo a *A. compressus* (Sw.) P. Beauv., en la que pasó inadvertida la propuesta anterior de Hitchcock (1908).

Etimología. Del griego *axon* (αξων) = eje y *pous* (πους) = pie, probablemente en referencia al eje de las ramificaciones. La historia del género puede ser consultada en Black (1963) y Giraldo-Cañas (2001, 2008b).

Tipo fisiológico y anatómico. C_4 NADP-me (MS) (Watson & Dallwitz 1992, Aliscioni 2002).

Número básico de cromosomas y nivel de ploidía. *x* = 10 (Watson & Dallwitz 1992), y el nivel de ploidía varía entre 2x y 10x, con una alta frecuencia de diploides, tetraploides y hexaploides (Giraldo-Cañas 2008b).

Observaciones. Pohl (1980: 73), Judziewicz (1990: 82) y Davidse (2004: 45) mencionaron en la descripción génerica de *Axonopus* que éste posee, aunque raramente, gluma inferior. Asimismo, Salariato *et al.* (2011), consideraron la presencia de gluma inferior en varias de las descripciones de diferentes especies austroamericanas [e.g. *A. argentinus* Parodi, *A. comans* (Trin. ex Döll) Kuhlm., *A. hirsutus* G. A. Black, *A. iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, *A. obtusifolius* (Raddi) Chase, *A. polystachyus* G. A. Black, *A. purpusii* (Mez) Chase y *A. suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi]. No obstante y a pesar de que realicé observaciones detalladas de muchas especies a nivel mundial, representantes de todas las categorías infragenéricas, nunca pude advertir la presencia de dicha gluma inferior, ni siquiera en forma rudimentaria. Es por esto que esta estructura la considero ausente en el género. Por otra parte, varios autores definieron las espiguillas de *Axonopus* como sésiles a brevemente pediceladas (e.g. Black 1963, Luces de Febres 1963, Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987, do Carmo Bastos 1991, Sousa da Rocha & Secco 2004), pero realmente en este género no hay espiguillas sésiles, todas son subsésiles a cortamente pediceladas.

Las espiguillas del género son bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, al quedar el antecio inferior representado por la lema estéril) y éstas responden al plan básico de las Paniceae (Giraldo-Cañas 2008b). Éstas se disponen en dos hileras alternas de un raquis triquetro, las cuales son solitarias, subsésiles en la mayoría de las especies estudiadas, raramente geminadas, sobre dos caras del raquis, ocasionalmente hundidadas en cavidades en el raquis [*A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase] y superpuestas secuencialmente. Las espiguillas poseen el dorso de la gluma y de la lema superiores opuestos al raquis (posición invertida de la espiguilla, lo que se denomina como espiguillas adaxiales) y éstas no presentan gluma inferior, como se detalló anteriormente.

Clasificación infragenérica. Las especies incluidas en el género *Axonopus* poseen características que permiten reunirlas en grupos bien definidos –salvo tres especies, las cuales recientemente López & Morrone (2012) transfirieron de dos géneros endémicos brasileños (*Centrochloa* y *Ophiochloa*) al

género *Axonopus*, ya que dichos autores no las ubicaron en ninguna de las secciones establecidas para el género; éstas son *A. bryoides*, *A. hydrolithicus* y *A. singularis*–. En tal sentido, las especies están agrupadas en cuatro secciones (Giraldo-Cañas 2000b, 2008b): *Axonopus* sect. *Axonopus*, *Axonopus* sect. *Cabrera* (Lag.) Chase, *Axonopus* sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase y *Axonopus* sect. *Senescentia* Gir.-Cañas. Cabe destacar que todas las especies mexicanas se ubican en *Axonopus* sect. *Axonopus*, excepto *A. aureus* P. Beauv., la que pertenece a *Axonopus* sect. *Cabrera*. En Giraldo-Cañas (2000b, 2008b) se puede encontrar una clave para delimitar dichas secciones, así como sus características morfológicas y anatómicas.

Afinidades genéricas. En la subtribu Paspalinae, *Axonopus* presenta afinidades morfológicas con *Paspalum* –de hecho, un gran número de sus especies fue descrito originalmente en *Paspalum* o considerado en éste (véanse Flüggé 1810, Trinius 1820, 1826, 1828, 1834, Raddi 1823, Nees ab Esenbeck 1829, Döll 1877, Hackel 1890, Mez 1917a, 1917b, 1921, entre otros), o raramente en *Panicum* (véase Steudel 1853-1855)–, pero ambos géneros se distinguen por la orientación de la espiguilla con relación al raquis, la que es adaxial en *Axonopus* y abaxial en *Paspalum*, y además, en *Axonopus* las espiguillas son biconvexas, mientras que en *Paspalum* son generalmente plano-convexas o cóncavo-convexas, a veces biconvexas (Watson & Dallwitz 1992, Giraldo-Cañas 2001, 2008b).

Es curioso que Clayton & Renvoize (1999), también relacionaron a *Axonopus* con *Spheneria* Kuhlm., un género monotípico de Brasil, Guyana y Surinam, quizás porque en ambos géneros la gluma inferior está ausente, y adicionalmente, estos autores consideraron a *Spheneria* como un género derivado de *Centrochloa*, el cual a su vez lo reconocieron como un género derivado de *Axonopus* (véase la figura 19 de Clayton & Renvoize 1999: 269). Cabe destacar que *Centrochloa* fue recientemente incluido en *Axonopus* (López & Morrone 2012). No obstante, *Spheneria* –el que también fue ubicado recientemente en la subtribu Paspalinae por Morrone *et al.* (2012)– posee espiguillas abaxiales y su pálea superior es biaquillada y ésta está casi completamente cubierta por la lema superior, mientras que en *Axonopus* las espiguillas son adaxiales, su pálea superior es entera o con dos pequeños lóbulos (esta última condición es exclusiva de *Axonopus bryoides*), y el antecio superior presenta los márgenes de la lema superior enrollados sobre la pálea superior, y donde la lema superior encierra ligeramente el ápice de la pálea superior, pero sin llegar a cubrirla en más de la mitad de su área (Watson & Dallwitz 1992, Giraldo-Cañas 2001, 2008b). Al respecto, Judziewicz (1990) cree que *Spheneria* estaría más relacionado con *Paspalum*, en vista de que ambos géneros poseen espiguillas abaxiales, hipótesis que sigo aquí, toda vez que la orientación de la espiguilla, ya bien sea ésta adaxial o abaxial, es clave en la delimitación de géneros en la subfamilia Panicoideae.

Asimismo, *Axonopus* es superficialmente similar a *Digitaria* –un género de la tribu Paniceae R. Br.–, pero este último taxón se aparta por tener espiguillas agrupadas en pares, tríadas, tétradas e incluso en grupos de cinco y con orientación abaxial y además, en *Digitaria* la lema superior presenta los bordes membranáceos, generalmente hialinos y plegados sobre la pálea superior (Watson & Dallwitz 1992, Giraldo-Cañas 2001, 2004, 2008b).

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* presentes en México

1. Raquis piloso, entonces los tricomas de base tuberculada, dorados; antecio superior castaño........................ ***A. aureus* P. Beauv.**

1'. Raquis glabro, raramente piloso, entonces los tricomas simples, hialinos; antecio superior pajizo.
2. Gluma superior y lema inferior con nervios marcados, prominentes, el nervio medio usualmente fuerte; pedicelos de 0,5-4 mm de largo............ ***A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm.**
2'. Gluma superior y lema inferior con nervios débiles, el nervio medio nulo o levemente perceptible; pedicelos de menos de 0,4 mm de largo.
3. Plantas anuales.. .... ***A. capillaris* (Lam.) Chase**
3'. Plantas perennes.
4. Articulación pedicelo-espiguilla oblícua; espiguillas híspidas, de 1,5-2 mm de largo..................... ***A. purpusii* (Mez) Chase**
4'. Articulación pedicelo-espiguilla horizontal; espiguillas glabras o pilosas, nunca híspidas.
5. Espiguillas de 1,3-1,9 mm de largo.......... .... ***A. fissifolius* (Raddi) Kuhlm.**
5'. Espiguillas de 2,1-4 mm de largo.
6. Plantas fuertemente estoloníferas............. .... ***A. compressus* (Sw.) P. Beauv.**
6'. Plantas no estoloníferas.
7. Espiguillas lanceoladas; antecio superior 0,7-1,5 mm más corto que la espiguilla; gluma superior erosa en su región distal; anteras de 0,7-0,9 mm de largo; pedicelos de 0,2-0,5 mm de largo........................... ***A. centralis* Chase**
7'. Espiguillas oblongas; antecio superior 0-0,4 mm más corto que la espiguilla; gluma superior entera; anteras de 1,5-1,8 mm de largo; pedicelos de 0,1-0,2 mm de largo........................... ***A. poiophyllus* Chase**

Descripción de las especies

***Axonopus aureus* P. Beauv.**, Ess. Agrostogr.: 12. 1812. 1812. *Paspalum aureum* (P. Beauv.) Kunth, Nov. Gen. Sp. 1: 93. 1816. *Digitaria aurea* (P. Beauv.) Spreng., Syst. Veg. 1: 272. 1825. *Panicum aureum* (P. Beauv.) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 196. 1834. Neotipo (designado por Garófalo-Spalding, Fl. Guianas, Ser. A.: Phan., Fasc. 8: 88. 1990): Guayana Francesa. Savanne Corossony, PK 111 de la route Cayenne-St. Laurent, 27 dic 1986, *G. Cremers 9571* (neotipo US!, isoneotipos B, BR, CAY, INPA!, MG, MO!, MY, NY, P, PORT, U, VEN).

Paspalum chrysostachyum Schrad., Mant. 2: 176. 1824. *Panicum chrysostachyum* (Schrad.) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 196. 1834. *Axonopus chrysostahyus* (Schrad.) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 54. 1940. Tipo: Brasil. Bahia: Comechativá, in campis ad Vals, sin fecha, *M. A. P. zu Wied Neuwied s. n.* (holotipo B, isotipos BAA, NY, US!).
Paspalum canescens Nees ex Trin., Gram. Panic.: 89. 1826. *Axonopus canescens* (Nees ex Trin.) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 55. 1940. Tipo: Brasil. Sin localidad, sin fecha, *G. H. von Langsdorff s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos B, K, SI, US!).
Paspalum pulchrum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 79. 1829, como "*Paspalus pulcher*". *Panicum pulchrum* Willd. ex Spreng., Syst Veg. (ed. 16) 1: 272. 1824, pro syn., nom. nud. *Axonopus pulcher* (Nees) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 88. 1922. Lectotipo (designado por Garófalo-Spalding, Fl. Guianas, Ser. A.: Phan., Fasc. 8: 89. 1990): América del Sur. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. Humboldt s. n.* (lectotipo B, isolectotipo BM).
Paspalum ramosissimum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 80. 1829, como "*Paspalus ramosissimus*". *Axonopus ramosissimus* (Nees) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 55. 1940. Sintipos: 1 de 2. Brasil. Habitat in Brasilia australiori, sin fecha, *F. Sellow s. n. [277]* (sintipo B-W, isosintipos BAA, L, US!); 2 de 2. Brasil. In campis 1690-1800 ped. atis ad Taubaté, prov. S. Pauli,

ad Formigas, in monte Serra do Gram Mogol, prov. Minarum, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (sintipo M).

Paspalum chrysocomum Trin ex Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 81. 1829, nom. inval.

Paspalum exasperatum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 81. 1829, como "*Paspalus exasperatus*", nom. illeg. superfl. *Axonopus exasperatus* (Nees) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 168. 1963, nom. illeg. Tipo: Brasil. Bahia: ad margines sylvarum prope Ferradas prov. Bahiensis, in via Felisbertiana, quae decendit e Minis, dic, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, P, US!).

Panicum holochrysum Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 195. 1834. *Axonopus holochrysus* (Trin.) Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941. Sintipos: 1 de 2. Brasil. S. da Chapada, in saxosis, rupibus, may 1827, *sin datos del recolector* (sintipo no localizado, isosintipo LE-TRIN); 2 de 2. Brasil. Scora da Chapada, in saxosis rupibusque, año 1829, *G. H. von Langsdorff s. n.* (sintipo LE-TRIN, isosintipo US).

Paspalum radiatum Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 195. 1834, nom. inval. *Axonopus radiatus* (Trin.) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922.

Panicum chrysodactylon Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 197. 1834. *Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus chrysodactylus* (Trin.) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. Tipo: Brasil. "V. spp. Bras.", sin más datos.

Panicum chrysites Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 38. 1853. *Paspalum chrysites* (Steud.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 117. 1877. *Axonopus chrysites* (Steud.) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 88. 1922. Tipo: Guayana Francesa. Sin localidad, año 1838, *M. Leprieur s. n.* (holotipo P, isotipos BM, MO!, SI, US!).

Paspalum gnaphalioideum Müll. Hal., Bot. Zeitung (Berlín) 19 (45): 332. 1861. Tipo: Surinam. In arenosis prope Jodensavanne, nov 1845, *Kegel s. n.* (holotipo B).

Paspalum pulchrum Nees var. *angustifolium* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 116. 1877. Tipo: Surinam. Feb-abr 1844, *A. Kappler 1524* (holotipo P, isotipos US).

Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *glabratum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus sprucei* G. A. Black var. *glabratus* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 173. 1963. Lectotipo (designado por Giraldo-Cañas, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.: en imprenta): Brasil. In saxosis prope Cuiabá et ad Hytú, sin fecha, *L. Riedel s. n. [921]* (US!, fotografía en COL!).

Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *psilachne* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus canescens* (Nees ex Trin.) Kuhlm. var. *psilachne* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 167. 1963. Tipo: Brasil. Bahia: sin localidad, sin fecha, *J. Blanchet 2443* (holotipo LE, isotipos BM, IAN, MO!, US!).

Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *villosum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus sprucei* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 172. 1963. *Axonopus carinato-vaginatus* (Mez) H. Scholz var. *sprucei* (G. A. Black) H. Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977. Tipo: Brasil. Pará: Santarém, sin fecha, *Spruce 661* (holotipo US, isotipo K).

Paspalum carinato-vaginatum Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 31. 1917. *Axonopus carinato-vaginatus* (Mez) H. Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977. Tipo: Brasil. Goiás: sin localidad, años 1894-1895, *A. F. M. Glaziou 22406* (holotipo ?, isotipo US!).

Paspalum holochrysum Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941, nom. nud.

Axonopus minutus Luces, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 22. 1953. Tipo: Venezuela. Amazonas: Sierra de Marahuaca, Alto Orinoco, sin fecha, *Barnes 28* (holotipo VEN, isotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus burchellii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 165. 1963. Tipo: Brasil. Goiás: Porto Real, sin fecha, *W. J. Burchell 8661* (holotipo US!, isotipos GH, K, US!).

Axonopus paucisetosus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 170. 1963. Tipo: Brasil. Maranhão: Carolina to San Antonio de Balsas, among rocks, top of rocky hill, 20-25 mar 1934, *J. R. Swallen 4053* (holotipo US!, isotipo NY!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus tenuis Renvoize, Kew Bull. 39 (1): 182. 1984. Tipo: Brasil. Bahia: Serra do Sincorá, Lagoa Encantada, 19 km N.E. of Ibicoara near Brejão, lake side marsh, with some standing water, and disturbed vegetation near cultivation, 1000 m, 1 feb 1974, *R. M. Harley et al. 15788* (holotipo CEPEC, isotipos COL!, K, MO!, US!).

Descripción e iconografía. Swallen (1955), Black (1963), Pohl (1980), Pohl & Davidse (1994), Giraldo-Cañas (2001).

Distribución y hábitat. *Axonopus aureus* se distribuye desde el sur de México y las islas del Caribe hasta el sur de Bolivia y el sur de Brasil. Esta especie habita en sabanas de tierras bajas y ocasionalmente se le encuentra en bajas y medias altitudes en ambientes montanos. Muy abundante en las sabanas de los Llanos de Colombia y Venezuela, así como en los campos y los cerrados de Brasil, donde crece asociada con varias especies de *Trachypogon* (Poaceae: Andropogoneae), *Byrsonima* spp. (Malpighiaceae) y *Curatella americana* L. (Dilleniaceae). También se le encuentra en varias formaciones de los escudos Guayanés y Brasileño, en los bordes de bosques y carreteras y en zonas de vegetación secundaria baja y alterada. 0-2100 m alt.

Observaciones. *Axonopus aureus* es una especie muy variable, tanto en sus caracteres vegetativos como en sus estructuras reproductivas. Esta plasticidad fenotípica puede explicarse por su variabilidad genética, donde los extremos ambientales seleccionan unas u otras características, pues a esta especie se le encuentra tanto en sitios húmedos como secos, en suelos pobres o ricos en nutrientes y con diferentes texturas, y también muestra gradiente altitudinal amplio. Entre las estas características más destacables está la pubescencia de sus estructuras vegetativas o reproductivas, la que podría modificar el balance energético de la planta, reduciría el intercambio de calor y la difusión del vapor de agua. Así, el polimorfismo exhibido por *A. aureus* aumentaría la capacidad de la especie para colonizar un mayor espectro de ambientes. Otra de las características con alto grado de variación tiene que ver con las dimensiones de las plantas y de sus espiguillas, al igual que la forma del antecio superior. *Axonopus aureus* puede presentar individuos anuales o perennes, lo que puede interpretarse como una importante estrategia de la especie para sobrevivir en un ambiente particular.

En este estudio he preferido considerar a *A. aureus* como una entidad polimorfa, donde los extremos de variación, que anteriormente fueron interpretados como nuevos taxones, los reconozco como meras variantes continuas en respuesta a condiciones ambientales locales. Por esta razón, propuse nuevos sinónimos para esta especie (Giraldo-Cañas 2001), con base en la creencia de que modificaciones de este tipo (fenotípicas), responden, antes que a verdaderas diferencias genotípicas, a factores ecológicos y/o climáticos. También el análisis de gran número de ejemplares de todo el continente americano resultó coadyutorio en tal sentido. Otra de las razones que sustenta la sinonimia propuesta para esta especie, es el estudio de las características del ornamento del antecio superior (Giraldo-Cañas 2001, 2008b), las cuales exhiben una mínima varia-

ción, lo que impide que sean usadas con fines diagnósticos para reconocer varias especies. Además, la forma del antecio superior, la cual es muy variable en *A. aureus*, tampoco reviste importancia para separar especies.

Material adicional examinado. MÉXICO. **Chiapas**: Municipio Chilón, marsh just south of Bachajón, 900 m, *D. Breedlove 22192* (MEXU). **Tabasco**: Municipio Huimanguillo, *C. Cowan 2585* (MEXU), *M Magaña 467* (MEXU). Sabana de Huimanguillo, km 11, camino a Francisco Rueda, *D. Ricardes 254* (MEXU).

***Axonopus capillaris* (Lam.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 133. 1911. *Paspalum capillare* Lam., Tabl. Encycl. 1: 176. 1791. *Anastrophus capillaris* (Lam.) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 161. 1912. Tipo: Guayana Francesa. Cayenne, sin fecha, *J. B. Leblond s. n.* (holotipo P-LA, isotipo US!).

Paspalum extenuatum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 25. 1829. *Axonopus extenuatus* (Nees) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. Tipo: Brasil. Bahia: Joazeiro et Terram Novam, mar, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, US!).

Paspalum minutum Trin., Linnaea 10 (3): 293. 1836. Tipo: Perú. Ad Cuchero in cultis vulgaris, 1829, *E. F. Poeppig s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos SI, US!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Pohl (1980), Pohl & Davidse (1994).

Distribución y hábitat. A esta especie se le encuentra desde el estado de Veracruz (México) hasta Bolivia y Brasil. El registro mexicano aquí detallado, además de ser el más septentrional de la especie (Veracruz), es el primer reporte para México, pues *A. capillaris* sólo era conocida desde Guatemala y Honduras hasta Bolivia y Brasil (Black 1963, Pohl & Davidse 1994, Zuloaga *et al.* 2003), y ésta no había sido citada para la flora mexicana (véanse Ackerman Beetle 1983, Espejo Serna & López-Ferrari 2000, Zuloaga *et al.* 2003). *Axonopus capillaris* crece en rastrojos de zonas bajas, así como en campos, cerrados, pastizales, áreas rocosas, claros y sabanas. 0-1100 m alt.

Observaciones. Esta especie es fácilmente distinguible por su hábito y por su carácter anual. No obstante, bajo un examen ligero, *A. capillaris* puede ser confundida con una especie del género *Paspalum* L. (*P. orbiculatum* Poir., situación frecuente en los ejemplares de herbario, observación personal), pues presentan un aspecto semejante en sus estructuras vegetativas y reproductivas, además ambas especies no poseen gluma inferior y comparten una distribución geográfica similar en el continente americano. Sin embargo, *A. capillaris* se separa de ésta por la posición y la forma de las espiguillas (espiguillas biconvexas con el dorso de la lema superior hacia afuera del raquis, características propias del género *Axonopus*, vs. espiguillas plano-convexas con el dorso de la lema superior hacia adentro del raquis, características del género *Paspalum*). Además, *A. capillaris* se diferencia fácilmente por su carácter anual, por su hábito cespitoso (estolonífero en *P. orbiculatum*), por su raquis triquetro (angostamente alado en *P. orbiculatum*) y por el tamaño y la forma de las espiguillas (1,0-1,5 mm de largo y ovoides a elipsoides en *A. capillaris* vs. 0,8-1,2 mm de largo y suborbiculares y obtusas en *P. orbiculatum*).

Material adicional examinado. MÉXICO. **Veracruz**: Municipio Cosoleacaque, predio Hato Nuevo, a 1 km de la carretera transístmica, tramo Minatitlán-Cosoleacaque, 25 m, *A. Blas 94* (XAL).

***Axonopus centralis* Chase**, J. Wash. Acad. Sci. 17: 143. 1927. Tipo: Panamá. Canal Zone, Culebra to Pedro Miguel, among

grass, open grassland, along railway, 28 ago 1911, *A. S. Hitchcock 7928* (holotipo US!, isotipo MO!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus columbiensis Henrard, Blumea 5 (1): 278-279. 1942. Tipo: Colombia: Magdalena: Santa Marta, near Bonda, 150 ft., 22 sep 1898-1901, *H. H. Smith 183* (holotipo L, isotipos MO!, NY, US!, fotografías de dos isotipos en COL!).
Axonopus rivularis G. A. Black, Mem. New York Bot. Gard. 9 (3): 250. 1957. Tipo: Venezuela. Amazonas: Río Orinoco, Río Cuao, Danta Falls, Danto Paso, wet banks along rocks, alt. 460 ft., 20 nov 1948, *B. Maguire & L. Politi 27349* (holotipo US!, isotipo probablemente en NY, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Swallen (1955), Black (1963), Pohl (1980), Pohl & Davidse (1994).

Distribución y hábitat. *Axonopus centralis* se distribuye en Brasil (Amazonia), Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá y Venezuela. Aunque ampliamente distribuida, ésta es una especie poco frecuente dada la escasez de las colecciones. Esta especie crece en pastizales, matorrales y terrenos modificados, preferentemente húmedos y sombríos. 0-500 m alt.

Observaciones. Esta especie es fácilmente reconocible por sus espiguillas largamente lanceoladas de 2,8-4,0 mm de largo, por su gluma superior lingüiforme y por tener el antecio superior notoriamente más corto que la espiguilla (0,7-1,5 mm más corto).

En varios de los ejemplares examinados de otros países, encontré anteras abortivas, lo que indicaría que esta especie es cleistógama. La cleistogamia la inferí de acuerdo con los planteamientos de Zuloaga *et al.* (1987) y Morrone *et al.* (1996), esto es: las flores cleistógamas se detectaron por presentar, en espiguillas maduras de panojas exertas, los estambres y los estigmas encerrados dentro del antecio superior y sobre la porción apical de la cariopsis.

Material adicional examinado. MÉXICO. **Jalisco**: Municipio De La Huerta, vereda al cerro de La Cruz, La Manzanilla, 15 m, *R. Guzmán 233* (RSA).

***Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.**, Ess. Agrostogr.: 12. 1812. *Milium compressum* Sw., Prodr. [Swartz] 24. 1788. *Paspalum compressum* (Sw.) Raspail, Ann. Sci. Nat. (París) 5: 301. 1825, nom. illeg. hm. *Paspalum compressum* (Sw.) Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 23. 1829, isonym. Tipo: Jamaica. India occidentalis, sin localidad, sin fecha, *Shakespear s. n.* (holotipo S, isotipo BM).

Paspalum platycaulon Poir., Encycl. 5: 34. 1804. *Anastrophus platycaulis* (Poir.) Nash ex Small, Fl. S.E. U.S. 79. 1903. Tipo: Puerto Rico. Sin localidad, sin fecha, *Ledru s. n.* (holotipo P, isotipos US!).
Paspalum macropodium Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 19. 1853. *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. var. *macropodius* (Steud.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 82. 1963. Tipo: Ecuador. Guayas: banks of Guayaquil River, sin fecha, *W. Jameson 556* (holotipo P, isotipos K, SI, US!).
Anastrophus compressus Schltr. ex Döll, Fl. Bras. 2 (2): 102. 1877, nom. inval., como sinónimo de *Paspalum platycaulon* Poir.
Paspalum paschale Stapf, Bull. Misc. Inform. Kew 1913: 117. 1913. *Axonopus paschalis* (Stapf) Pilg., Nat. Hist. Juan Fernández 2: 63. 1922. Tipo: Chile. Easter Island: Common in hill of middle Island, abr 1911, *F. Fuentes 25* (holotipo K, isotipo US!).
Axonopus arsenei Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. Tipo: México. Michoacán: Loma Santa María, vicinity of

Morelia, 2050 m, 17 sep 1910, *G. Arsène 6952* (holotipo US!).

Axonopus multipes Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. Tipo: México. Veracruz: Veracruz, sandy prairie, sea level, 31 ago 1910, *A. S. Hitchcock 6578* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *jesuiticus* Araújo, Bol. Secr. Est. Negoc. Agr. Ind. E Com. (Pôrto Alegre, Brasil) 100: 36. 1943. *Axonopus jesuiticus* (Araújo) Valls, Fl. Fanerogam. Estado São Paulo 1: 136. 2001. Tipo: Argentina. Misiones: *sin recolector* (holotipo sin localizar, según Salariato 2012).

Axonopus rosengurttii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 64. 1963. Tipo: Uruguay. Paysandú: Isla Queguay en el río Uruguay, de matas cultivadas en Monzón-Heber (Soriano), ene 1944, *B. Rosengurtt B-3818 ½* (holotipo US!, isotipos COL!, SI!).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *australis* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 81. 1963. Tipo: Argentina. Misiones: Posadas, in ruderatis prope “La Granja” frequens, 11 nov 1907, *E. L. Ekman 599* (holotipo US!, isotipo SI, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Swallen (1955), Black (1963), Pohl (1980), Pohl & Davidse (1994), Giraldo-Cañas (2008a).

Distribución y hábitat. Esta especie es quizás la que presenta la más amplia área de distribución, tanto latitudinal como altitudinal, la cual comprende desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe. Dado que recientemente Giraldo-Cañas (2008a) propuso reducir *A. paschalis* a la sinonimia de *A. compressus*, el área de la distribución geográfica de esta última debe extenderse a la Isla de Pascua (Chile). Asimismo, *A. compressus* ha sido introducida en el trópico y subtrópicos del Viejo Mundo (África, Asia y Oceanía) (Giraldo-Cañas 2008a), mientras que otros autores consideran a esta especie como cosmopolita (Zuloaga *et al.* 1994). *Axonopus compressus* crece en suelos húmedos, en sabanas, en arenas blancas, campos de pastoreo, claros de bosque, bordes de camino y terrenos de cultivo. 0-3000 m alt.

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, debido principalmente a su amplia distribución geográfica –tanto latitudinal como altitudinal– y a su naturaleza poliploide, lo que se traduce en una morfología muy amplia (Giraldo-Cañas 2008b). Es por esto que *A. compressus* posee numerosos sinónimos (36 en total, véanse Zuloaga *et al.* 2003 y Giraldo-Cañas 2008a), pues frecuentemente se han propuesto binomios con base en esta variación morfológica, los cuales corresponden a poblaciones con extremos morfológicos de la misma entidad biológica.

Cabe destacar que *A. compressus* es afín y frecuentemente confundida con *A. fissifolius*, de la que se distingue por el ancho de las láminas, el tamaño de las espiguillas, los pedicelos y el largo relativo entre el antecio superior y la espiguilla. Esta especie es ampliamente cultivada por sus cualidades como forrajera y formadora de césped. En el ejemplar *T. Mejía 752* (XAL) hay tres plantas, las dos superiores corresponden a *A. compressus*, mientras que la inferior corresponde a *Cynodon dactylon* (L.) Pers.

Material adicional examinado. MÉXICO. **Campeche**: Región de Calakmul, Municipio Calakmul, pioneros del río Xno-ha, 70 m, *E. Martínez et al. 31831* (MEXU, MO). **Chiapas**: Municipio Pueblo Nuevo, 3 km NW of Pueblo Nuevo, Solistahuacán, *ca.* 1800 m, *R. F. Thorne & E. Lathrop 46168* (RSA). **México**: Temascaltepec, Villaneda, *G. Hinton 6532* (MO). Distrito Temascaltepec, Femascaltepec, 1750 m, *G. B. H. 1574* (RSA). **Michoacán**: Loma Santa María, vicinity of Morelia, 1910-2050 m, *G. Arsène 2919* (MO), *6952* (US). Lomas de La Huerta, Morelia,

2000 m, *G. Arsène 7016* (MO). About 19 miles E of Morelia along road to Toluca, *J. Reeder et al. 1458* (RSA). **Nayarit**: Tepic, hill side above river, 1000 m, *Y. Mexía 571* (MO). **Oaxaca**: Distrito de Juxtlahuaca, carretera San Agustín Atenango-Putla, 2810 m, *R. Torres & R. Cedillo 568* (MEXU, MO). **Quintana Roo**: 20-22 km W of Puerto Morelos, and 3-5 km W of Vallarta, 10 m, *G. Davidse et al. 20105* (MEXU, MO). 25 km al sur de Ucum, en balneario Álvaro Obregón, *O. Téllez & E. Cabrera 1730* (MEXU, MO). **Sinaloa**: Sierra Surutato, cañón de Tarahumanes, municipio Sinaloa y Vela, *ca.* 500 m, *D. E. Breedlove & R. F. Thorne 17836* (RSA). La Rata, foothills, *ca.* 270 m, *Y. Mexía 388* (MO). **Sonora**: Río Cuchujaqui, 12 miles by road E of Álamos and *ca.* 1.5 miles E of Sabinito Sur, 400 m, *A. C. Sanders et al. 9352* (RSA). **Veracruz**: Municipio Coatepec, La Pitaya, Rancho Agrosol, *M. Alarcón 4* (XAL). Municipio Xalapa, 2 km al SE de El Castillo, *R. Arriaga 283* (XAL). Municipio Xico, Oxtlapa, *B. Arriaga 365* (XAL). Municipio Xico, Tlacuilolán, *B. Arriaga 403* (XAL). Municipio Huayacocotla, por el camino al Ejido La Selva, *L. Ballesteros & F. Ballesteros 330* (XAL). Municipio Minatitlán, Comunidad La Chinantla (poblado 10), *A. Blas 68* (XAL). Municipio Acatlán, Comunidad Acatlán, Rancho al pie del Cerro, *M. Cano 110* (XAL). Municipio Mecayapán, Benigno Mendoza, *G. Castillo-Campos et al. 12470* (XAL). Municipio Mecayapán, Benigno Mendoza, potrero de Rivera, 2 km al E del poblado Benigno Mendoza, *G. Castillo-Campos et al. 12521* (XAL). Municipio Coatepec, Vaquería, 2,5 km al E de Tuzamapán, *G. Castillo-Campos et al. 12948* (XAL). El Palmar Goverment Experiment Station, *L. Goodding 1595* (RSA). Municipio Xalapa, El Seminario, al O de la ciudad de Xalapa, *C. Gutiérrez 1406* (XAL). 14 km S of Huatusco on Hwy 143, on banks of Río Jamapa, *E. Judziewicz 3453* (XAL). Municipio Emiliano Zapata, Comunidad El Capulín, *M. Lizama 14* (XAL). Municipio Jilotepec, Comunidad Jilotepec, camino La Cuesta al Zacatal, *M. Lizama 86* (XAL). Municipio Emiliano Zapata, Comunidad Rancho Viejo, *M. Lizama 180* (XAL). Municipio Miahuatlán, Comunidad Mihuatlán, *M. Lizama 397* (XAL). Municipio Acajete, Comunidad Mesa de la Hierba, *M. Lizama 413* (XAL). Municipio Chiconquiaco, Comunidad Chiconquiaco, *M. Lizama 434* (XAL). Municipio Sayula de Alemán, Comunidad La Aguilera, *M. Lizama 462* (XAL). Municipio Xalapa, 4 km al E de Xalapa, *T. Mejía 136* (XAL). Municipio Tepetlán, *T. Mejía 244* (XAL). Municipio Tuzamapán, *T. Mejía 339* (XAL, dos ejemplares). Municipio Banderilla, San Miguel del Soldado, *T. Mejía 467* (XAL). Municipio Acajete, *T. Mejía 558* (XAL). Municipio Coatepec, Parque Ecológico Francisco Javier Clavijero, *T. Mejía 592* (XAL). Municipio Xalapa, El Castillo, a 10 km al NNE de Xalapa, *T. Mejía 634* (XAL). Municipio Xalapa, El Seminario, al NNO de Xalapa, *T. Mejía 739* (XAL). Municipio Xalapa, cerca del río Cedeno, al NO de Xalapa, *T. Mejía 752* (XAL). Municipio Catemaco, Playa Escondida, *T. Mejía et al. 1002* (XAL). Municipio Coatepec, a 2 km de la Cantera, *T. Mejía et al. 1045* (XAL). Municipio Jalcomulco, cerros de Jalcomulco, *T. Mejía & G. Castillo 1202* (XAL). Municipio Ayahualulco, Los Planteles, *T. Mejía 1436* (XAL, dos ejemplares). Municipio Xalapa, Parque Ecológico Francisco Javier Clavijero, *R. Ortega 1822* (XAL). About 2 miles W of Minatitlán, *ca.* 35 m, *J. Reeder & C. Reeder 6028* (MO, RSA). Three miles W of Las Choapas, *ca.* 70 m, *J. Reeder & C. Reeder 6121* (MO, RSA). Municipio Ixhuacán, Amatla, carretera Teocelo, 2,9 km después de Pocitos, *M. Rodríguez 858* (XAL). Municipio San Andrés Tuxtla, Tres de Mayo, Rancho Los Compadres, *S. Sinaca 1741* (XAL). Municipio San Andrés Tuxtla, Estación Biológica Los Tuxtlas, 1,5 km al N de la Estación Biológica Los Tuxtlas, *S. Sinaca 1811* (XAL). 1,5 km al NE de la Estación de Biología Tropical Los tuxtlas, Municipio San Andrés Tuxtla, 110 m,

S. Sinaca-Colín 1939 (MEXU, MO). From El Rancho de Tehuilango to El Rancho de Tepetlampa, Zapaltecatl, on the Sierra Madre Oriental, El Palmar, Zongolica, 700-1200 m, *J. Vera Santos 3065* (MO).

***Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhlm.**, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. *Paspalum fissifolium* Raddi, Agrostogr. Bras. 26. 1823. *Axonopus fissifolius* (Raddi) Chase, J. Wash. Acad. Sci. 13 (9): 172. 1923, nom. illeg. superfl. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: Guanabara, sin fecha, *G. Raddi s. n.* (holotipo PI, isotipos BM, FI, US!).

Paspalum compressum (Sw.) P. Beauv. var. *arenarium* Bertoni, Anales Ci. Parag. 2: 153. 1918. TIPO: Paraguay-Argentina. Sin localidad, 19 oct 1908, *M. Bertoni 4866* (holotipo W, isotipo US!).

Axonopus stragalus Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 472. 1922. TIPO: Guyana. Mazaruni-Potaro: vicinity of Penal Settlement, on west side of Essequibo River, near mouth of Mazaruni River, open sandy moist soil along road through forest, growing with *Axonopus compressus*, 3 dic 1919, *A. S. Hitchcock 17065* (holotipo US!, isotipos MO!, US!, fotografías del holotipo y de un isotipo en COL!).

Axonopus ater Chase, J. Wash. Acad. Sci. 17: 143. 1927. TIPO: Panamá. Canal Zone: Gatun, moist clay, on side of cut, no runners, 2 sep 1911, *A. S. Hitchcock 7976* (holotipo US!).

Axonopus affinis Chase, J. Wash. Acad. Sci. 28: 180. 1938. TIPO: Estados Unidos de América. Mississipi: Waynesboro, in low moist ground, 2 oct 1896, *T. H. Kearney Jr. 175* (holotipo US!, isotipos MO!, US!).

Axonopus hirsutus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 55. 1963. TIPO: Bolivia. Santa Cruz: Portachuelo, sin fecha, *J. Steinbach in Hb. Osten 14598 (error en la ficha respectiva por 14958)* (holotipo US!, isotipos IAN, R).

Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhlm. var. *coronatus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 58. 1963. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Diamantina, Serra de San Antonio, wet sandy spot, open campo, 1200-1300 m, 27-30 dic 1929, *A. Chase 10406* (holotipo US!, isotipo MO!, SI, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Swallen (1955, como *Axonopus affinis*), Black (1963), Pohl (1980, como *Axonopus affinis*), Pohl & Davidse (1994), Giraldo-Cañas (2008a).

Distribución y hábitat. *Axonopus fissifolius* se distribuye desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe. Esta especie ha sido introducida en varias regiones tropicales de Asia y Oceanía (Dr. J. F. Veldkamp, Nationaal Herbarium Nederland, com. pers., marzo de 2003), así como en Europa (España y Portugal) (Giraldo-Cañas 2008a, Romero Buján 2008). *Axonopus fissifolius* crece en campos inundables o en sabanas secas o húmedas, barrancos arenosos, grietas de afloramientosos rocosos, bordes de camino, claros de bosque y potreros. 0-2200 m alt.

Observaciones. Después de examinar el holotipo de *A. hirsutus* depositado en US, pude advertir que no hay diferencias notables ni significativas para mantener a este binomio como especie aparte [situación contraria a la considerada por Salariato *et al.* (2011: 250)], y así coincido con Davidse (2004: 52), quien subordinó a *A. hirsutus* como un sinónimo más de *A. fissifolius*. Tradicionalmente, la separación entre *A. hirsutus* y *A. fissifolius* se basaba en características vegetativas, principalmente referidas a la pilosidad de las vainas y las láminas foliares, un carácter que tiene una enorme variación, no sólo en las especies de *Axonopus*, sino también en un amplio número de gramíneas.

Axonopus fissifolius, junto con *A. compressus*, *A. purpusii* y *A. scoparius*, constituyen el grupo de mayor importancia económica del género dadas sus cualidades como plantas forrajeras. Por otra parte, merece destacarse que la información existente indica que *A. fissifolius*, al igual que *A. compressus* y *A. purpusii*, constituyen tres complejos poliploides (Giraldo-Cañas 2008b). Así, la gran variabilidad morfológica que exhiben estas tres especies podría ser atribuible, en parte, a la poliploidía que presentan. Del mismo modo, el hecho de encontrar altos niveles de ploidía en estas tres especies, nos estaría indicando que se trata de especies paleopoliploides (Giraldo-Cañas 2008b). Véanse además las observaciones dadas para *A. compressus*.

Material adicional examinado. MÉXICO. **Chiapas**: Municipio Jitotol, 10 km N of Jitotol near Río Hondo, 1675 m, *D. Breedlove & G. Davidse 55126* (RSA). **Veracruz**: Municipio Naolinco, *T. Mejía 724* (XAL). Edge of the town of Coatepec, *ca.* 1650 m, *J. Reeder & C. Reeder 5979* (MO, RSA). Coatepec, near Jalapa, 1252 m, *A. Beetle 2175* (MO). **Tabasco**: Municipio Huimanguillo, km 54,3 camino hacia Francisco Rueda, de la desviación de la carretera de Huimanguillo, *C. Cowan 2537* (MO).

Axonopus poiophyllus Chase, Proc. Biol. Soc. Washington 24: 133. 1911. *Anastrophus poiophyllus* (Chase) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 163. 1912. TIPO: Guatemala. Alta Verapaz: Vicinity of Secanquím, altitude 250-600 m, abr 1904, *O. F. Cook & C. B. Doyle 58* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus blakei Hitchc., Proc. Biol. Soc. Wash. 40: 85. 1927. TIPO: Guatemala. Izabal: on an open grassy plain, at Cristina, in tufts, 22 may 1919, *S. F. Blake 7611* (holotipo US!).

Axonopus rhizomatosus Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 458. 1933. TIPO: Guatemala. Izabal: on open hillsides wooded with pine, along trail from Los Amates to Izabal, 31 may 1919, *S. F. Blake 7766* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus caespitosus Swallen, Ann. Missouri Bot. Gard. 30 (2): 185. 1943. TIPO: Panamá. Panamá: Taboga Island, Gulf of Panamá, large erect bunches, grassy hills, forming bulk of grass on there hills, 12 sep 1911, *A. S. Hitchcock 8089* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus reederi G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 45. 1963. TIPO: México. Chiapas: *ca.* 9 mi S of Comitán in a large open meadow surrounded by pines, in disturbed soil along a drainage ditch, 1760 m, 24 ago 1953, *J. R. Reeder & C. G. Reeder 2103* (holotipo Y, isotipo US!).

Axonopus lineatus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 67. 1963. TIPO: Colombia. Antioquia: Santa Elena, altitude 1500 to 2000 m, 1 ene 1931, *W. A. Archer 1250* (holotipo US!, isotipo SI!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Swallen (1955), Black (1963), Pohl (1980), Pohl & Davidse (1994).

Distribución y hábitat. *Axonopus poiophyllus* se distribuye desde el sur de México hasta el noroeste de Colombia (Antioquia). Esta especie crece en sabanas, pastizales, vegetación abierta e intervenida, así como en bordes de bosque e inclusive, en bosques abiertos de coníferas. 0-2000 m alt.

Observaciones. Esta especie es polimorfa, por tal razón es interpretada en un sentido amplio. *Axonopus poiophyllus* es muy variable en su pilosidad, tanto de sus estructuras vegetativas como reproductivas, también presenta una gran variación en el tamaño de las espiguillas, en la producción de rizomas y en la forma de

las láminas foliares. Esta especie está emparentada con dos especies endémicas de Mesoamérica: *A. elongatus* Swallen (Guatemala) y *A. volcanicus* R. W. Pohl (Costa Rica). No obstante, Pohl & Davidse (1994) creen que pueden corresponder a nombres sinónimos de *A. poiophyllus*. Por otra parte, *A. poiophyllus* y *A. marginatus* (Trin.) Chase (ésta última de Argentina, Bolivia, Brasil y Paraguay), son muy similares en su exomorfología y quizás constituyan un singameón, situación que ya había sido sugerida por Black (1963). Sin embargo, no tuve acceso a los ejemplares tipo y por tal razón, dicha sinonimia permanece sin resolverse.

Material adicional examinado. MÉXICO. **Chiapas**: *ca.* 9 mi S of Comitán in a large open meadow surrounded by pines, in disturbed soil along a drainage ditch, 1760 m, *J. R. Reeder & C. G. Reeder 2103* (US).

***Axonopus purpusii* (Mez) Chase**, J. Wash. Acad. Sci. 17: 144. 1927. *Paspalum purpusii* Mez, Bot. Jahrb. Syst. 56 (Beibl. 125): 10. 1921. Tipo: México. Veracruz: Zacuapán, may 1907, *C. A. Purpus 2450* (holotipo B, isotipos F, MO!, US!, SI).

Paspalum platycaulon Poir. var. *parviflorum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 102. 1877. Tipo: Guayana Francesa. Cayenne, sin fecha, *C. de Jelski s. n.* (holotipo W, isotipo US!).

Paspalum flexile Mez, Bot. Jahrb. Syst. 56 (Beibl. 125): 9. 1921. *Axonopus flexilis* (Mez) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941. Tipo: Brasil. Acre: Serra do Mal, Surumú, Rio Branco, sep 1909, *E. Ule 8020* (holotipo B, isotipos BAA, IAN, MP, US!).

Axonopus anomalus Swallen, Contr. U.S. Natl. Herb. 29 (6): 268. 1948. Tipo: Venezuela. Yaracuy: Savanna east of Urachiche, 455 m, 29 may 1944, *J. A. Steyermark 56846* (holotipo US!).

Axonopus purpusii (Mez) Chase var. *glabrescens* Valls ex Longhi-Wagner, Iheringia, Bot. 38: 28. 1988, nom. nud.

Descripción e iconografía. Swallen (1955), Black (1963), Pohl (1980), Pohl & Davidse (1994).

Distribución y hábitat. *Axonopus purpusii* se distribuye desde México hasta Bolivia y Paraguay. Esta especie crece en sabanas, pastizales y en áreas con vegetación abierta y secundaria. 0-1000 m alt.

Observaciones. *Axonopus purpusii* presenta la inserción espiguilla-pedicelo oblicua. Esta característica peculiar (única en el género), sumada a la pilosidad híspida de sus espiguillas, la distinguen fácilmente de las demás especies de *Axonopus*. Véanse las observaciones dadas para *A. fissifolius*.

Cabe destacar que Nicora & Rúgolo de Agrasar (1998: 187) consideraron a *Paspalum flexile* como un sinónimo de *A. fissifolius*, pero realmente el material tipo de este binomio se ajusta perfectamente a *A. purpusii*.

Material adicional examinado. MÉXICO. **Oaxaca**: 67 km de Ventosa rumbo a T. Gutiérrez, 4 km de Niltepec, *A. Beetle M-5122* (MO). **Tabasco**: Municipio Huimanguillo, km 43 de la desviación de Huimanguillo hacia Francisco Rueda, *C. Cowan 2640* (MO). **Veracruz**: Municipio Mecayapan, entre Ocotal y Ocotal Grande, *G. Castillo-Campos et al. 13576* (XAL). Municipio Coatzacoalcos, hacia la Costa de Agua Dulce, *G. Castillo-Campos & I. Acosta 16210* (XAL). Municipio Emiliano Zapata, El Lencero, 10 km al NE de Xalapa, *T. Mejía 581* (XAL). Zacuapán and vicinity, *C. A. Purpus 2155* (MO), *2450* (MO, US). 3 miles W of Las Chopas, *ca.* 70 m, *R. Reeder & C. Reeder 6114* (MO, RSA).

***Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm.**, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 45. 1922. *Paspalum scoparium* Flüggé, Gram. Monogr., *Paspalum*: 124. 1810. *Axonopus scoparius* (Flüggé) Hitchc., Contr. U.S.

Natl. Herb. 22 (6): 471. 1922, isonym. Tipo: Venezuela. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. von Humboldt & A. J. A. Bonpland s. n.* (holotipo P-BONPL, isotipo US!).

Paspalum iridifolium Poepp., Reise Chile 2: 324. 1836. *Axonopus iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 125. 1963. Tipo: Perú. In Collibus sylvaticis ad Cochero, año 1828, *E. F. Poeppig 24* (holotipo W, isotipos COL!, LE, US!).

Panicum columbiense Kuntze, Rev. Gen. 3 (3): 360. 1898. *Anthaenantia columbiensis* (Kuntze) Schum., Just's Bot. Jahresber. 261: 329. 1900. Tipo: Colombia. Antioquia: Medellín, *A. Posada Arango 11* (holotipo B).

Axonopus deludens Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 134. 1911. Tipo: México. Jalisco: Barranca near Guadalajara, 20 oct 1903, *C. G. Pringle 8761* (holotipo US!, isotipos CM, MO!, fotografía del holotipo en COL!), **syn. nov.**

Paspalum fournierianum Ricker & Schell. var. *maximum* Thell., Mém. Soc. Sci. Neuchâtel 5: 344. 1913. Tipo: Colombia. Antioquia: ago, sin año, *P. F. Mayor 394* (holotipo no localizado, isotipo US!).

Paspalum mathewsii Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 62. 1917. *Axonopus mathewsii* (Mez) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 24: 432. 1927. Sintipos: 1 de 2. Perú. Sin localidad, sin fecha, *W. Mathews 3239* (sintipo B, isosintipos GH, K, US!). 2 de 2. Ecuador. In jugo centrali Andunum, 2200 m, *André 4322* (sintipo no localizado).

Paspalum tripinnatum Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 64. 1917. Tipo: Bolivia. La Paz: Yungas austr., Sirupaya, Yanacachi, sin fecha, *O. Buchtien 410* (holotipo B, isotipo US!).

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhlm. f. *matogrossense* Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 46. 1922. Tipo: Brasil. Margens do Rio Juruena, abaixo do barra do Camararé, ene 1912, *F. C. Hoechne 5297 (134)* (holotipo no localizado).

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhlm. var. *glabriusculus* Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 46. 1922. Tipo: Brasil. Minas Gerais: Sabará, Minas, ene 1916, *F. C. Hoechne 6676* (holotipo no localizado).

Axonopus micay Flüggé ex Hitchc. ex Pérez Arbeláez, Pl. Útil. Colombia (ed. 2): 113. 1947, nom. nud.

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhlm. fo. *typica* Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67: 53. 1948, nom. inval. Tipo: Brasil. Exp. Arinos-Tapajós, Rio Arinos, ene 1915, *J. G. Kuhlmann 79-80* (holotipo no localizado).

Axonopus micay García-Barriga, Caldasia 8: 432. 1960. Tipo: Colombia. Antioquia: Medellín, "yerba micay", *ca.* 1500 m, 11 jun 1930, *W. A. Archer 99* (holotipo COL!, isotipos MO!, US!).

Axonopus mexicanus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 144. 1963. Tipo: México. Sinaloa: About 47 miles east of Villa Union (1 mile east of Santa Lucía) on the road from Villa Unión to Durango, 1280 m, 27 sep 1953, *J. R. Reeder & C. G. Reeder 2445* (holotipo IAN, isotipo US!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Pohl (1980), Pohl & Davidse (1994), Giraldo-Cañas (2008a, 2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus scoparius* se distribuye en México, Mesoamérica, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, y sólo se le conoce como planta cultivada o ruderal. Esta especie crece en orillas de caminos, campos abandonados, pastizales, áreas degradadas y en bordes de bosque. 0-2800 (3300) m alt.

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, tanto en su hábito como en la coloración de sus espiguillas; así, se reconocen dos formas, una más baja denominada vulgarmente como "capim micay", y otra de hábito robusto y generalmente con mayor número

de racimos por inflorescencia, denominada principalmente como “capim imperial”. El número de racimos por inflorescencia es ampliamente variable, incluso en un mismo individuo puede haber 3 a 27, 24 a 81 ó 43 a 95 racimos por inflorescencia. Esta variación se da incluso en miembros de una misma población, establecida en un área que varía ambientalmente en muy cortas distancias. Es por esto que la amplia variación exhibida por esta especie se debe más a la adaptación por plasticidad que a diferencias genéticas interpoblacionales (Giraldo-Cañas 2008b).

Raramente se pueden encontrar algunos racimos proximales con unas pocas espiguillas geminadas, o algunas espiguillas con dos antecios fértiles, ambos con flores perfectas, lo que corresponde con el caso de espiguillas trifloras (Giraldo-Cañas 2004, 2008b).

Material adicional examinado. MÉXICO. **Jalisco**: Barranca near Guadalajara, 20 oct 1903, *C. G. Pringle 8761* (MO, US). **Sinaloa**: About 47 miles east of Villa Union (1 mile east of Santa Lucía) on the road from Villa Unión to Durango, 1280 m, *J. R. Reeder & C. G. Reeder 2445* (US). Sin datos, *H. Galeotti 227* (US).

Especies excluidas de la Flora de México

***Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 134. 1911. *Cabrera chrysoblepharis* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. *Panicum chrysoblephare* (Lag.) Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 38. 1855. *Paspalum chrysoblephare* (Lag.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 119. 1877. Tipo: Panamá. Sin localidad, sin fecha, *L. Neé s. n.* (holotipo MA, isotipo BAA).

Esta especie fue citada para México por Garofalo [1988, aunque sin mencionar especímenes pero la consideró en su mapa de distribución (Fig. 71) para el sur de México] y Zuloaga *et al.* (2003). No obstante, a pesar de que he estudiado una abultada cantidad de ejemplares de numerosos herbarios de todo el continente, nunca he encontrado un espécimen perteneciente a esta especie que respalde su presencia en la flora mexicana.

***Axonopus laxiflorus* (Trin.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 133. 1911. *Paspalum laxiflorum* Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Peterbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3, 1 (2-3): 148. 1834. *Anastrophus laxiflorus* (Trin.) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 163. 1912. Tipo: Brasil. Minas Gerais: Serra da Lapa, in saxosis pratisque humidis, nov 1824, *G. H. von Langsdorff s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos COL!, US!).

Chase (1911) y Nash (1912, considerada como *Anastrophus laxiflorus*) la citaron para Guatemala y México (Oaxaca), pero realmente *A. laxiflorus* es exclusiva de la Serra da Lapa, en el estado de Minas Gerais (Brasil, Giraldo-Cañas, obs. pers.).

Especie dudosa

***Axonopus rosei* (Scribn. & Merr.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 132. 1911. *Paspalum rosei* Scribn. & Merr., Bull. Div. Agrostol., U.S.D.A. 24: 9. 1901. Tipo: México. Nayarit: Foothills of the Sierra Madre Mountains, between Pedro Paulo and San Blascito, 4 ago 1897, *J. N. Rose 1995* (holotipo US, isotipo MEXU).

Anton (1982) considera este binomio como sinónimo de *Axonopus comans* (Trin. ex Döll) Kuhlm., propuesta que no comparto, ya que *A. comans* es una especie propia de Brasil y Paraguay (Giraldo-Cañas 2008a). No obstante, el hábito y la morfología “gruesa” de *A. rosei* son muy similares a los de *A. comans*, mientras que sus espiguillas se parecen más a *Axonopus furcatus* (Flüggé) Hitchc. Dado que de este binomio sólo se conoce el material tipo y al que no he podido acceder, por el momento no le puedo conferir ningún estatus formal.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias Naturales y a la Universidad Nacional de Colombia por las facilidades que me brindó para la preparación de este trabajo. A todo el personal científico y técnico de los herbarios AAU, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, HUQ, IAN, IBGE, INPA, JAUM, K, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, RSA, SI, SP, TOLI, U, UPTC, US, VEN y XAL, por su valioso apoyo durante la visita a sus instalaciones o por el préstamo de colecciones. A la Red Latinoamericana de Botánica RLB (Santiago, Chile) por la financiación inicial de la investigación del género *Axonopus* (beca de perfeccionamiento 96-P4) y por la financiación del viaje al herbario MEXU (México D. F.). Al Jardín Botánico de Nueva York (EE.UU.) por financiar el viaje y la estadía en la ciudad de Nueva York. A la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (Banco de la República, Colombia) por financiar dos viajes y las estadías en los EE.UU. A los herbarios Nacional de los Estados Unidos de América “US” (Washington D. C., EE.UU.), Jardín Botánico Rancho Santa Ana “RSA” (Claremont, California, EE.UU.), Jardín Botánico de Missouri “MO” (St. Louis, Missouri, EE.UU.) e Instituto de Botánica Darwinion “SI” (Buenos Aires, Argentina), por las facilidades económicas brindadas para las visitas a sus instalaciones. A F. O. Zuloaga (SI), O. Morrone (SI), P. M. Peterson (US), R. Soreng (US), S. Lægaard (AAU) y J. F. Veldkamp (L), por sus valiosa colaboración y enriquecedores comentarios.

LITERATURA CITADA

Ackerman Beetle, A. 1983. *Las gramíneas de México*, tomo I. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Cotecoca, México D. F.

Aliscioni, S. 2002. Contribución a la filogenia del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 89: 504-523.

Anton, A. 1982. *Las especies de* Axonopus *sección* Axonopus*: sinopsis morfológica y taxonómica.* Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba (Argentina) (inédita).

Black, G. A. 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 1-186.

Chase, A. 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 103-160.

Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1999. *Genera Graminum: Grasses of the World*. Kew Bull., Additional series 13: 1-389. Royal Botanic Gardens, Kew, 3[era.] edición.

Davidse, G. 2004. *Axonopus* P. Beauv. Fl. Venezuelan Guayana 8: 45-62.

do Carmo Bastos, M. 1991. A flora rupestre da serra de Carajás (Gramineae). II. Gênero *Axonopus* P. Beauv. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot. 7: 473-483.

Döll, J. C. 1877. Gramineae I. Paniceae. Fl. Bras. 2: 33-342.

Espejo Serna, A. & A. López-Ferrari. 2000. *Las monocotiledóneas mexicanas: una sinopsis florística. 1. Lista de referencia, partes IX a XI, Pandanaceae a Zosteraceae*. Consejo Nacional de la Flora de México-Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa-Comisión Nacional para el Conocimiento y el uso de la Biodiversidad, México D. F.

Filgueiras, T. S., H. Longhi-Wagner, P. L. Viana, A. Zanin, A. Guglieri, R. C. de Oliveira, T. S. do Canto Dorow, R. T. Shirasuna, J. F. M. Valls & R. P. Oliveira. 2010. Poaceae. *Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil* 2: 1464-1520. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Flüggé, J. 1810. *Graminum monographiae. Pars I.* Paspalus. Reimaria. Impensis F. Perthes et J. H. Besser, Hamburgo.

Garofalo, B. M. 1988. *Systematics of the genus* Axonopus *section* Cabrera *(Gramineae: Paniceae)*. Thesis Master of Science, Iowa State University, Ames (inédita).

Giraldo-Cañas, D. 2000a. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. Darwiniana 38: 209-218.

Giraldo-Cañas, D. 2000b. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 24 (91): 183-191.

Giraldo-Cañas, D. 2001. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 25 (95): 207-223.

Giraldo-Cañas, D. 2004. Características micromorfológicas y anatómicas de la espiguilla y el antecio superior del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Caldasia 26: 1-35.

Giraldo-Cañas, D. 2007. Análisis filogenético del género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) con base en caracteres morfológicos y anatómicos. Biodiversidad 26: 9-27.

Giraldo-Cañas, D. 2008a. Revisión del género *Axonopus* (Poaceae: Paniceae): Primer registro del género en Europa y novedades taxonómicas. Caldasia 30: 301-314.

Giraldo-Cañas, D. 2008b. Sistemática del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y revisión de las especies de la serie *Barbigeri*. Serie Biblioteca José Jerónimo Triana 17: 1-211. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

Giraldo-Cañas, D. 2010. Novedades taxonómicas en *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Brasil. Rodriguésia 61: 137-142.

Giraldo-Cañas, D., P. M. Peterson & I. Sánchez Vega. 2012. The genus *Eragrostis* (Poaceae: Chloridoideae) in northwestern South America (Colombia, Ecuador, and Peru): Morphological and taxonomic studies. Biblioteca José Jerónimo Triana 24: 1-195. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

Hackel, E. 1890. *The true grasses*. Henry Holt & Company, Nueva York.

Herrera Arrieta, Y. & A. Cortés Ortiz. 2010. Listado florístico y aspectos ecológicos de la familia Poaceae para Chihuahua, Durango y Zacatecas, México. J. Bot. Res. Inst. Texas 4: 711-738.

Hitchcock, A. S. 1908. Types of American grasses: a study of the American species of grasses described by Linnaeus, Gronovius, Sloan, Swartz and Michaux. Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 11-158.

Judziewicz, E. J. 1990. Family 187. Poaceae (Gramineae). A. Gorts-van Rijn (ed.), Flora of the Guianas, Series A, Phanerogams 8: 1-727. Koeltz Scientific Books, Königstein.

López, A. & O. Morrone. 2012. Phylogenetic studies in *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) and related genera: Morphology and molecular (nuclear and plastid) combined analyses. Syst. Bot. 37: 671-676.

Luces de Febres, Z. 1963. *Las gramíneas del Distrito Federal*. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.

McNeely, J. A., K. R. Miller, W. V. Reid, R. A. Mittermeier & T. B. Werner. 1990. *Conserving the world's biological diversity*. IUCN-WWF, Gland.

Martínez-Laborde, J. B., F. Chiang & R. Kiesling. 2002. Presentación a la edición en español. Págs. ix-xiv. En: R. Kiesling (ed.), *Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Código de Saint Louis)*. Edición en español, Instituto de Botánica Darwinion-Missouri Botanical Garden, Buenos Aires.

Mez, C. 1917a. Generis *Paspali* species novae. XIII. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 60-76.

Mez, C. 1917b. Generis *Paspali* species novae. VIII. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 27-32.

Mez, C. 1921. Neue gramineen. Bot. Jahrb. Syst. 56 (Beibl. 125): 1-12.

Morrone, O., L. Aagese, M. A. Scataglini, D. L. Salariato, S. S. Denham, M. A. Chemisquy, S. M. Sede, L. M. Giussani, E. A. Kellogg & F. O. Zuloaga. 2012. Phylogeny of the Paniceae (Poaceae: Panicoideae): integrating plastid DNA sequences and morphology into a new classification. Cladistics 28: 333-356.

Morrone, O., A. S. Vega & F. O. Zuloaga. 1996. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Dissecta* (s. str.). Candollea 51: 103-138.

Nash, G. V. 1912. Poales. Poaceae (pars). N. Amer. Fl. 17 (2): 99-196.

Nees ab Esenbeck, C. G. 1829. Agrostologia brasiliensis. En: C. F. P. Martius (ed.), Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 1-608.

Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar. 1987. *Los géneros de gramíneas de América austral*. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar. 1998. Tipos de Gramineae conservados en el herbario Gaspar Xuárez, Buenos Aires (BAA) procedentes de Berlín (B). Darwiniana 36: 163-199.

Pohl, R. W. 1980. Family 15. Gramineae. Flora Costaricensis. Fieldiana, Bot. (New Series) 4: 1-608.

Pohl, R. W. & G. Davidse. 1994. *Axonopus* P. Beauv. Fl. Mesoamericana 6: 356-359.

Raddi, G. 1823. *Paspalus*. Agrostogr. Bras. 3: 23-30.

Romero Buján, M. I. 2008. *Catálogo da flora de Galicia*. Instituto de Biodiversidade Agraria e Desenvolvemento Rural IBADER, Lugo.

Salariato, D. L. 2012. *Axonopus* P. Beauv. En: F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), Flora Argentina. Flora Vascular de la República Argentina, Volumen 3 - Tomo 1: 262-270, Monocotyledoneae-Poaceae: Aristidoideae a Pharoideae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA – IMBIV CONICET – Instituto de Botánica Darwinion IBODA, Córdoba (Argentina).

Salariato, D. L., F. O. Zuloaga & O. Morrone. 2011. Contribución al conocimiento de las especies del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Sudamérica austral. Ann. Missouri Bot. Gard. 98: 228-271.

Schönenberger, J. & M. von Balthazar. 2012. Modern plant morphological studies. Bot. J. Linnean Soc. 169: 565-568.

Sousa da Rocha, A. & R. Secco. 2004. Contribuição à taxonomia de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae) no Estado do Pará, Brasil. Acta Bot. Bras. 18: 295-304.

Steudel, E. G. 1853-1855. Synopsis Plantarum Graminearum. En: E. G. Steudel (ed.), Synopsis Plantarum Glumacearum 1: 1-475.

Swallen, J. R. 1955. Flora of Guatemala. Part II: Grasses of Guatemala. Fieldiana, Bot. 24: 1-390.

Trinius, C. B. 1820. *Fundamenta Agrostographiae*. J. G. Heubner, Viena.

Trinius, C. B. 1826. *De Graminibus Paniceis: Disertatio botanica altera*. Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropolis (San Petersburgo).

Trinius, C. B. 1828. *Species Graminum. Iconibus et descriptionibus illustravit*. Vol. 1. Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropolis (San Petersburgo).

Trinius, C. B. 1834. Panicearum genera retractavit speciebusque compluribus illustravit. Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Peterbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3, 1 (2-3): 90-355.

Vogt, L., T. Bartolomaeus & G. Giribet. 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. Cladistics 26: 301-325.

Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. *The grass genera of the world*. CAB International, Wallingford.

Zuloaga, F. O., J. Dubcovsky & A. Sáenz. 1987. Estudio exomorfológico e histofoliar de las especies americanas del género *Acroceras* (Poaceae: Paniceae). Darwiniana 28: 191-217.

Zuloaga, F. O., O. Morrone, G. Davidse, T. S. Filgueiras, P. M. Peterson, R. J. Soreng & E. J. Judziewicz. 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 46: 1-662.

Zuloaga, F. O., O. Morrone, Z. E. Rúgolo de Agrasar, A. M. Anton, M. O. Arriaga & A. M. Cialdella. 1994. Gramineae V. Fl. Paraguay 23: 1-327.

Recibido: 18/04/2012
Aceptado: 15/10/2012